Bull. Soc. Ecol., 1972, t. III, 4, p. 448-462.

NOTION DE NOMOCÉNOSE : SES APPLICATIONS EN ÉCOLOGIE

par J. DAGET, C. LECORDIER et C. LÉVÊQUE

Laboratoire de Zoologie, E.N.S., 46, rue d'Ulm, Paris 5e.

Introduction

Les biocénoses naturelles sont en général d'une grande complexité car elles se composent d'un ensemble d'organismes végétaux et animaux extrêmement variés par l'habitus, la fonction, la taille, etc. Pour aborder l'étude de telles biocénoses il est donc nécessaire de les décomposer en peuplements qui puissent être échantillonnés globalement et qui, par conséquent, présentent une certaine homogénéité, ne serait-ce que par la taille des individus qu'ils comportent, le groupe taxinomique auquel ils appartiennent ou le microbiotope qu'ils occupent. Le plus souvent la décomposition se fait de façon empirique ou intuitive, sur des bases systématiques et écologiques : on étudie par exemple les peuplements de Mollusques benthiques, de Carabiques du sol, de microcrustacés planctoniques, etc. Ce faisant on réunit, pour les étudier ensemble, tous les organismes qui sont soumis aux mêmes facteurs de milieu, biotiques et abiotiques, car ce sont ces facteurs qui imposent à chacun des peuplements d'une biocénose son individualité propre. Celle-ci se traduit en particulier par une loi statistique de distribution des abondances ou profil spécifique caractéristique.

Nous nous proposons de montrer que ces profils spécifiques ne sont pas quelconques mais qu'ils tendent, dans le cas le plus général, à se rapprocher d'un modèle log-normal ou, dans le cas particulier le plus simple, d'un modèle log-linéaire. Nous appellerons « nomocénoses » (de νομος, loi) des associations d'espèces soumises aux mêmes facteurs et dont le profil spécifique se rapproche suffisamment de l'un des deux modèles précédents pour y être assimilé. Puis nous préciserons les paramètres dont dépendent les nomocénoses log-normales et log-linéaires ainsi que la façon pratique de les estimer. Enfin nous indiquerons les critères qui permettent de s'assurer que des échantillons ont bien été prélevés dans une seule et même nomocénose, condition indispensable pour en aborder ultérieurement l'étude dynamique.

Nomocénoses log-normales

Supposons que les abondances des espèces, q_i, rangées dans l'ordre décroissant de $i = 1$ pour la plus abondante à $i = n$ pour la moins abondante, soient toutes fonctions d'un même ensemble de p facteurs. Si l'on connaissait tous ces facteurs, on pourrait les expliciter et pour chacun d'eux déterminer le type de transformation à lui appliquer, comme on peut déterminer le type de transformation à appliquer aux abondances, pour obtenir des corrélations approximativement linéaires. Nous admettrons qu'une telle transformation est possible pour tous les facteurs et que pour les abondances c'est toujours la transformation logarithmique qu'il convient d'adopter. Par conséquent les logarithmes des abondances des espèces d'une nomocénose peuvent s'exprimer en fonc-

tion linéaire de p variables représentant l'ensemble des facteurs auxquels sont soumises les espèces.

$$\log q_i = a_{i0} + a_{i1} X_1 + a_{i2} X_2 + \ldots + a_{ip} X_p \quad (1)$$

Or il est toujours possible de remplacer ce système de p variables X par un autre système de variables indépendantes x, dont le nombre est en général égal mais peut être inférieur au nombre des espèces. En effet considérons un hyperespace à n dimensions et un système d'axes de référence orthogonaux correspondant aux variables X. Les relations (1) définissent la position de n points par leurs coordonnées. Si l'on affecte chacun de ces points d'une masse égale à l'unité et que l'on prenne comme nouveau système de référence les axes de plus grande inertie, on aura :

$$\log q_i = a_{i0} + b_{i1} x_1 + b_{i2} x_2 + \ldots + b_{in} x_n \quad (2)$$

Il suffit de rechercher les composantes principales de la matrice d'inertie de la figure matérielle considérée qui n'est autre que la matrice de corrélation entre les n séries de valeurs a_{i1}, a_{i2}, ... a_{ip}.

Si le nombre des nouvelles variables indépendantes x est suffisamment grand, ce qui suppose que la nomocénose comporte un nombre élevé d'espèces, et sous réserve que ces variables satisfassent à certaines conditions d'ailleurs très générales, la distribution des logarithmes des abondances tendra vers la normalité et la nomocénose pourra être considérée comme log-normale. Les logarithmes des abondances sont alors distribués symétriquement et au hasard, de part et d'autre de leur moyenne, avec un écart-type $\sigma = \sqrt{1/m'}$, m' étant la constante de milieu de PRESTON (1948, 1962). On notera que pour aboutir à cette conclusion, il n'a été nécessaire d'imposer aux espèces aucune autre condition que celle qui figure dans la définition des nomocénoses, à savoir que leur abondance soit fonction d'un même ensemble de facteurs du milieu, biotiques et abiotiques, ces facteurs n'ayant pas besoin d'être connus. Aucune hypothèse sur la répartition spatiale ou temporelle des espèces, ni sur leur appartenance à un même groupe taxinomique, ni sur la façon d'exprimer l'abondance (en effectifs, en biomasses ou autrement) n'a été faite.

Des modèles log-normaux de distribution d'abondances ont été ajustés aux données recueillies dans l'étude de certains peuplements végétaux (WHITTAKER, 1965 ; DAGET, 1968), de Diatomées d'eau douce et saumâtre (PATRICK, HOHN et WALLACE, 1954 ; PATRICK et STRAWBRIDGE, 1963), d'Acariens Oribates (CANCELA DA FONSECA, 1969), de Carabiques (DAGET et LECORDIER, 1970, 1971), de Poissons d'eau douce (DAGET, 1966 ; LOUBENS, 1970), de certains Vertébrés et Invertébrés terrestres (PRESTON, 1948, 1962 ; MACARTHUR, 1960, 1969), etc.

NOMOCÉNOSES LOG-LINÉAIRES

Le nombre des variables x indépendantes, égal à n dans le cas général, est parfois plus réduit et, à la limite, peut devenir égal à 1. Lorsque cette variable est elle-même assimilable à une fonction linéaire du rang de classement des espèces par ordre d'abondance décroissante, on a $\log q_i = a + bi$ et pour

$$i = 1 \quad \log q_1 = a + b$$

d'où $\log q_i = \log q_1 + b(i - 1)$. En posant $b = \log m$, la relation précédente s'écrit :

$$\log q_i = \log q_1 + (i - 1) \log m \text{ ou } q_i = q_1 m^{i-1}.$$

On retrouve la distribution d'abondances étudiée par UTIDA (1943), MOTOMURA (1947) et INAGAKI (1967). Le paramètre m, dont la valeur est comprise entre 0 et 1, est la constante de milieu de MOTOMURA. Les logarithmes des abondances sont alors distribués symétriquement et régulièrement espacés de part et d'autre de leur moyenne. Malgré les conditions très restrictives qu'il est nécessaire de supposer satisfaites pour qu'une nomocénose soit log-linéaire, des modèles de ce type ont été ajustés de façon satisfaisante aux données recueillies dans l'étude de certains peuplements marins benthiques (MOTOMURA, 1932), littoraux (MOTOMURA, 1935) et microplanctoniques (INAGAKI, 1967), ainsi que dans l'étude de peuplements de Mollusques terrestres (MOTOMURA, 1935), de Mollusques benthiques d'eau douce (DAGET et LÉVÊQUE, 1969), d'Acariens Oribates (CANCELA DA FONSECA, 1969), de Poissons d'eau douce (LOUBENS, 1970), etc...

Identification des nomocénoses

Les distributions d'abondances log-normales et log-linéaires sont deux catégories de modèles correspondant à des cas théoriques dont les distributions réelles ne font que se rapprocher plus ou moins. Leur intérêt pratique tient à la facilité avec laquelle ils s'ajustent aux données observées dans des circonstances extrêmement diverses, l'ajustement se réduisant dans tous les cas à la détermination d'une droite. Pratiquement pour identifier les nomocénoses et reconnaître leur appartenance au type log-normal ou log-linéaire, on porte sur un graphique les n points-espèces ayant pour abscisse le rang i et pour ordonnée le logarithme de l'abondance log q_i. Si la nomocénose est du type log-linéaire, les points sont approximativement alignés et l'équation de la droite d'ajustement log $q_i = ai + b$, qui représente au mieux l'ensemble des points, permet de calculer les abondances théoriques qui seraient celles des n espèces si la nomocénose était rigoureusement log-linéaire (voir ex. 2 et fig. 2). Si la nomocénose est du type log-normal, les points sont approximativement disposés sur une courbe intégrale de Gauss que l'on peut transformer en droite par une transformation probit appropriée. Comme précédemment, l'équation de la droite d'ajustement log $q_i = a\mathrm{P}_i + b$, qui représente au mieux l'ensemble des points, permet de calculer les abondances théoriques qui seraient celles des n espèces si la nomocénose était rigoureusement log-normale (voir ex. 1 et fig. 1). Le simple aspect du graphique en i et log q_i permet donc de décider si l'on a affaire à une nomocénose de type log-linéaire ou de type log-normal. S'il y a hésitation, le calcul du coefficient de corrélation entre i et log q_i d'une part, entre i et P_i d'autre part, permet de choisir le type de modèle qui s'ajuste le mieux aux données observées.

Le calcul des abondances théoriques peut se faire à partir des relations log $q_i = ai + b$ ou log $q_i = a\mathrm{P}_i + b$ obtenues en calculant l'équation de la droite de régression de log q_i en i ou en P_i. Toutefois l'ajustement ayant été fait de façon que la somme

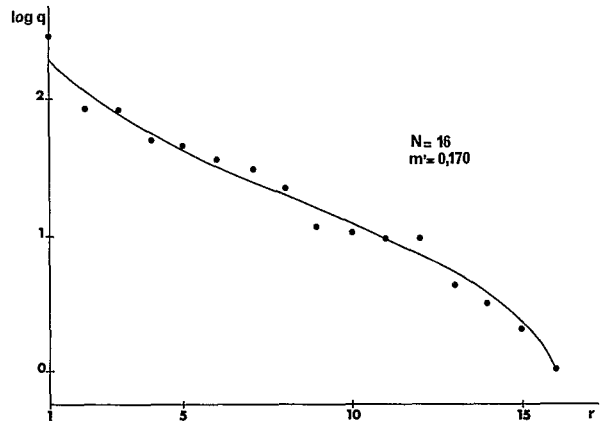

Fig. 1. — Nomocénose log-normale : peuplement de Poissons (ruisseau Etea, ex-Congo belge, données empruntées à Gosse, 1963). L'échantillon étudié comportait 670 individus, 16 espèces, diversité 2,85 bits.

des logarithmes des abondances théoriques soit égale à la somme des logarithmes des abondances observées, on ne peut utiliser un test de χ^2 pour apprécier l'importance des écarts entre abondances observées et calculées en nombres d'individus. Pour que la comparaison devienne possible, il faut faire subir à la droite une translation telle que la somme des nouveaux effectifs calculés soit égale à la somme des effectifs observés. Une translation ne change pas le modèle car les fréquences relatives des espèces, qui interviennent seules dans le profil spécifique de la nomocénose, restent identiques.

Sur le graphique (fig. 1) on voit que les points sont plus proches d'une courbe intégrale de Gauss que d'une droite et c'est par conséquent un modèle log-normal qu'il convient d'ajuster aux données. Pour obtenir la droite, transformée de la courbe de Gauss ajustée, il faut calculer les pourcentages cumulés de la variable i et en prendre les probits P_i. Dans le calcul des pourcentages cumulés, on convient d'ajouter 0,5 à chaque extrémité de façon à obtenir 17 pour le total, ceci pour tenir compte du fait que la distribution observée est limitée à l'intervalle (0,00000-2,44716) alors que la distribution normale complète s'étend de $-\infty$ à $+\infty$. On vérifie que le coefficient de corrélation entre log q_i et P_i, égal à $-0{,}990$ est plus élevée en valeur absolue que celui entre log q_i

EXEMPLE 1

Nomocénose log-normale : peuplement de Poissons du ruisseau Etea, dans la région de Yangambi (Zaïre). L'échantillon étudié a été obtenu par empoisonnement le 14 août 1959 (GOSSE, 1963). *Le peuplement comportait 16 espèces, la dominante étant* Barbus candens. *Les abondances q_i sont exprimées en nombres d'individus.*

Espèces	i	q_i	log q_i	i % cumulés	P_i	q_i
Barbus candens	1	280	2,44716	8,82	3,650	207,4
Hypsopanchax platysternus	2	81	1,90849	14,71	3,950	125,3
Epiplatys multifasciatus	3	80	1,90309	20,59	4,179	85,2
Auchenoglanis ballayi	4	49	1,69020	26,47	4,368	62,0
Micralestes huloti	5	45	1,65321	32,35	4,542	46,3
Stomatorhinus patrizii	6	35	1,54407	38,24	4,701	35,5
Amphilius brevis	7	29	1,46240	44,12	4,851	27,6
Hypsopanchax sylvestris	8	22	1,34242	50,00	5,000	21,5
Aphyosemion chrystii	9	11	1,04139	55,88	5,149	16,7
Ctenopoma nanum	10	10	1,00000	61,76	5,299	13,0
Malapterurus electricus	11	9	0,95424	67,65	5,458	9,9
Nannochromis squamiceps	12	9	0,95424	73,53	5,632	7,4
Mastacembelus batesii	13	4	0,60206	79,41	5,821	5,4
Clarias walkeri	14	3	0,47712	85,29	6,050	3,7
Phractura ineac	15	2	0,30103	91,18	6,350	2,2
Clarias longicauda	16	1	0,00000	97,06	6,893	0,9
		670				670,0

et i égal à — 0,984. La droite de régression entre log q_i et P_i a pour équation :

$$\log q_i = -0{,}72997\ P_i + 4{,}94108 \qquad (3)$$

L'écart-type du modèle log-normal est $\sigma = 0{,}73$ ce qui correspond à une constante de milieu $m' = 1/\sigma^2 = 1{,}876$. En réalité, Preston utilisait des logarithmes de base 2 et non des logarithmes vulgaires, il faut donc pour obtenir la véritable constante de milieu de Preston partir de $\sigma = 0{,}73/\log 2 = 2{,}425$. On trouve $m' = 0{,}170$. En donnant à P_i les diverses valeurs qui figurent dans le tableau, l'équation (3) permet de calculer des effectifs q_i qui correspondent à la nomocénose log-normale d'écart-type 0,73. La somme de ces effectifs est égale à 610,9 et pour les comparer aux effectifs observés, il faut les multiplier par 670/610,9, ce qui ne change ni les fréquences relatives, ni le modèle log-normal. Il faut donc ajouter à log q_i la valeur log 670 — log 610,9 = 0,04010. La relation (3) devient :

$$\log q'_i = -0{,}72997\ P_i + 4{,}98118 \qquad (4)$$

C'est à partir de cette relation (4) qu'ont été calculés les effectifs q_i qui figurent dans la dernière colonne, à droite du tableau, et dont la somme est effectivement égale à 670. Le calcul de χ^2 donnerait une valeur relativement forte en raison des écarts entre valeurs observées et valeurs calculées pour les deux espèces les plus abondantes. Toutefois, l'ajustement ayant été fait sur la distribution des logarithmes des effectifs et non sur les effectifs eux-même, on obtiendrait un χ^2 plus faible en prenant un modèle d'écart-type moins élevé, par exemple voisin de 0,70. On pourrait également par approximations successives déterminer σ tel que χ^2 ait une valeur minimale.

Sur le graphique (fig. 2) on voit que les points sont approximativement alignés et c'est par conséquent un modèle log-linéaire qu'il convient d'ajuster aux données. On vérifie d'ailleurs que le coefficient de corrélation entre log q_i et i, égal à — 0,992, est plus élevée en valeur absolue que celui entre log q_i et P_i, égal à — 0,979. La droite de régression de log q_i en i a pour équation :

$$\log q_i = -0{,}28966\, i + 2{,}81746 \qquad (5)$$

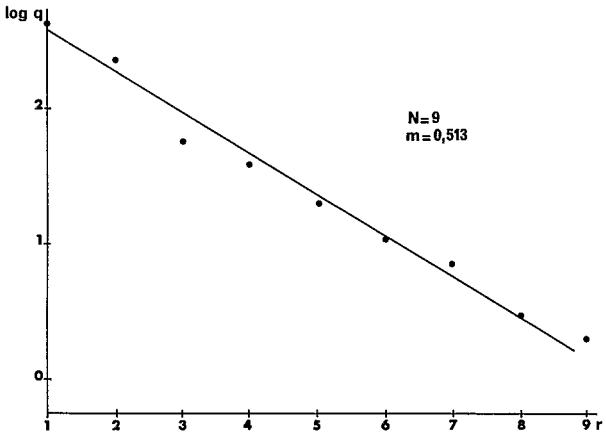

FIG. 2. — Nomocénose log-linéaire : peuplement de Mollusques benthiques sur fond d'argile molle (lac Tchad, région de Bol, d'après DAGET et LEVÊQUE, 1969). L'échantillon étudié comportait 799 individus, 9 espèces, diversité 2,46 bits, densité 228,5 individus par m².

La constante de milieu de Motomura est donnée par la relation log m = — 0,28966 d'où m = 0,513. En donnant à i les valeurs successives 1, 2, 3 .... 9 dans la relation (5) on obtient des abondances théoriques correspondant à la nomocénose log-linéaire de constante m = 0,513. La somme de ces effectifs est égale à 691. Pour obtenir des effectifs théoriques comparables aux effectifs observés, il faut ajouter à log q_i la quantité log 799 — log 691 = 0,06307 et partir de la relation :

$$\log q'_i = -0{,}28966\, i + 2{,}88053 \qquad (6)$$

C'est à partir de cette relation (6) qu'ont été calculés les effectifs q'_i qui figurent dans la colonne de droite du tableau.

CAS DES DISTRIBUTIONS D'ABONDANCES QUI NE SONT NI LOG - NORMALES NI LOG-LINÉAIRES

Il arrive souvent qu'un échantillonnage ou une série d'échantillonnages conduisent à des distributions

EXEMPLE 2

Nomocénose log-linéaire : peuplement de Mollusques benthiques occupant les fonds d'argile granuleuse de la région de Bol (lac Tchad) en décembre 1966 et janvier 1967. Le peuplement comportait 9 espèces, la dominante étant Cleopatra cyclostomoides. *Les abondances q_i sont exprimées en nombres d'individus récoltés à la benne d'Ekman sur une surface totale de 3,5 m².*

Espèces	i	q_i	log q_i	i % cumules	P_i	q'_i
Cleopatra cyclostomoides	1	426	2,62941	15,0	3,9636	389,8
Corbicula africana	2	232	2,36549	25,0	4,3255	200,1
Byssanodonta parasitica	3	59	1,77085	35,0	4,6147	102,7
Caelatura aegyptiaca	4	39	1,59106	45,0	4,8743	52,7
Pisidium pirothi	5	20	1,30103	55,0	5,1257	27,1
Bellamya unicolor	6	11	1,04139	65,0	5,3853	13,9
Melania tuberculata	7	7	0,84510	75,0	5,6745	7,1
Mutela rostrata	8	3	0,47712	85,0	6,0364	3,7
Aspatharia sp.	9	2	0,30103	95,0	6,6449	1,9
		799				799,0

d'abondances qui ne se rapprochent ni d'un modèle log-normal ni d'un modèle log-linéaire. Ceci se produit notamment dans les cas suivants.

1) Toutes les espèces de la nomocénose n'ont pas été capturées avec la même efficacité, certaines pouvant même avoir échappé totalement à la technique d'échantillonnage utilisée. Des exemples topiques sont fournis par les profils spécifiques de peuplements de poissons marins benthiques obtenus à partir de chalutages. On sait en effet que ces profils spécifiques dépendent largement du gréement des engins et aussi de l'intensité lumineuse dans le milieu au moment de la pêche. D'une façon plus générale, chaque fois que la probabilité de capture n'est pas la même pour tous les individus composant une nomocénose, le profil spécifique de celle-ci est plus ou moins fortement déformé. La distribution d'abondances observée ne permet pas de reconnaître si la nomocénose est du type log-normal ou du type log-linéaire.

2) L'échantillonnage a porté non pas sur une seule mais sur deux ou plusieurs nomocénoses. Tel est le cas lorsque les relevés sont faits sur des lisières de biotopes où les facteurs du milieu sont changeants et mal définis. Il en est de même lorsqu'on additionne un grand nombre de relevés élémentaires, supposés provenir d'un même peuplement mais qui concernent en réalité deux ou plusieurs microbiotopes à peuplements distincts qui n'ont pas été identifiés ni séparés sur le terrain lors de l'échantilllonnage. Dans ce dernier cas, il est possible de trier les relevés et de reconnaître *a posteriori* les diverses nomocénoses échantillonnées. Un bon exemple est fourni par les peuplements de Carabiques du sol dans la savane préforestière de Lamto (Côte d'Ivoire). Les relevés unitaires portaient sur des surfaces de 2,5 à 25 m². Avec de tels échantillons, les effectifs observés sont toujours réduits et pour étudier les distributions d'abondances il est indispensable d'additionner un nombre suffisant de relevés unitaires. On s'est aperçu, après quelques tâtonnements, qu'on obtenait des distributions de type log-normal, ayant toutes des écarts-types assez voisins, à condition de réunir et de traiter séparément les relevés provenant de microbiotopes bien précis. Par exemple le peuplement au pied des rôniers (*Borassus aethiopum*) est différent suivant qu'il s'agit d'un palmier mâle, d'un palmier femelle ou d'un palmier mort. Au pied des rôniers mâles on trouve une nomocénose log-normale ($\sigma = 2{,}14$) avec *Abacetus ambiguus* comme espèce dominante, au pied des rôniers femelles une autre nomocénose log-normale ($\sigma = 1{,}98$) avec *Caelostomus punctifrons* comme espèce dominante et au pied des rôniers morts une troisième nomocénose log-normale ($\sigma = 2{,}05$) avec *Laparhetes tibialis* comme espèce dominante (DAGET et LECORDIER, 1971). Dans la savane herbacée proprement dite, à une certaine distance du pied des rôniers et des autres arbres ou arbustes, il a fallu de même distinguer les sols de plateau relativement secs et les sols de bas-fonds plus humides, les lisières de galeries forestières selon leur orientation, les parcelles brûlées en début d'année et celles épargnées par le feu, etc. En définitive, le sol de la savane de Lamto est apparu comme une mosaïque extrêmement complexe de microbiotopes juxtaposés ou intriqués les uns dans les autres et dont chacun est occupé par une nomocénose log-normale de Carabiques. Les facteurs du milieu qui caractérisent ces microbiotopes sont liés notamment à la nature et à l'importance du couvert herbacé et de la litière, habitat des Carabiques étudiés. Mais comme on ne sait ni identifier ces facteurs avec certitude, ni *a fortiori* les mesurer, c'est la recherche systématique des nomocénoses qui a permis de séparer les divers microbiotopes dont l'individualité est attestée par celle des peuplements qui les occupent.

3) On se trouve en présence d'un peuplement en cours de remaniement par suite d'une modification brutale ou accidentelle du milieu. Le peuplement que l'on observe alors n'a plus de structure bien définie : l'ancienne a été détruite et une nouvelle n'a pas encore eu le temps de s'établir. Dans la savane de Lamto, par exemple, le passage des feux de brousse, dans la mesure où ils détruisent le couvert herbacé et la litière du sol, perturbent plus ou moins profondément les peuplements de Carabiques. En savane sur plateau sec, il faut attendre l'année suivante pour

qu'une nomocénose se soit reconstituée. Au pied des rôniers en revanche, ou dans les bas-fonds humides, les nomocénoses ne sont apparemment pas modifiées par le passage du feu. L'introduction massive d'une espèce dans un peuplement où elle n'existait pas auparavant, l'arrivée d'un prédateur, d'un parasite ou d'un facteur épidémiologique nouveau peuvent également altérer les distributions d'abondances qui s'écartent alors momentanément du type log-normal ou log-linéaire jusqu'à ce qu'une nouvelle nomocénose équilibrée se soit reformée.

Diversités d'une nomocénose

A la notion de structure organisée d'un peuplement, qui se traduit par une distribution d'abondances déterminée, est étroitement liée celle de diversité spécifique. Cette dernière est maximale lorsque toutes les espèces ont même effectif et minimale lorsque tous les individus appartiennent à une seule espèce. De nombreux indices ont été proposés par les écologistes pour évaluer cette diversité (Hurlbert, 1971). Nous ne retiendrons ici, pour mesurer la diversité spécifique d'un peuplement, que la valeur en bits donnée par la formule de Shannon :

$$D = -\Sigma p_i \log_2 p_i \qquad (7)$$

p_i étant l'abondance relative de l'espèce de rang i dans l'échantillon observé (Shannon et Weaver, 1963). L'expression (7) a l'avantage de pouvoir se calculer même lorsque les abondances ne sont pas exprimées en nombres d'individus et de se référer à la théorie très générale de l'information. En effet la diversité donnée par la formule (7) est aussi la quantité moyenne d'information par espèce que l'échantillon étudié fournit sur la structure du peuplement dont il a été tiré. En outre, la formule (7) ne faisant intervenir que les fréquences relatives, sa valeur numérique est indépendante de la taille de l'échantillon, c'est-à-dire de l'effectif total. La diversité prend sa valeur maximale lorsque toutes les espèces ont même effectif q_i. On a alors

$$p_i = q_i/nq_i = 1/n$$

quel que soit i. On en déduit

$$-\sum_1^n \left(\frac{1}{n}\log_2\frac{1}{n}\right) = -n\left(\frac{1}{n}\log_2\frac{1}{n}\right) = \log_2 n.$$

La valeur minimale est obtenue lorsque tous les individus appartiennent à une seule espèce. On a alors $n = 1$ et $p_i = 1$ donc $D = \log_2 1 = 0$. La diversité, évaluée en bits par la formule (7) peut donc théoriquement prendre toutes les valeurs entre 0 et $\log_2 n$. On introduit également l'équitabilité qui sera définie comme étant le rapport de la diversité observée à la diversité maximale théorique $E = D/\log_2 n$. Dans l'exemple 1, la diversité est égale à 2,85 bits et comme $n = 16$ l'équitabilité est égale à $2{,}85/\log_2 16 = 0{,}7125$. Dans l'exemple 2, la diversité est égale à 2,46 bits et l'équitabilité à $2{,}46/\log_2 9 = 0{,}7763$.

Lorsqu'une nomocénose est rigoureusement log-normale ou log-linéaire, la constante de milieu m' ou m détermine sa diversité et son équitabilité. Si la nomocénose est log-normale, la diversité maximale correspond à un écart-type nul et la diversité est d'autant plus faible que σ est plus grand. Si la nomocénose est log-linéaire, la diversité maximale correspond à $m = 1$ (droite horizontale de pente 0) et elle est d'autant plus faible que m est lui-même plus faible. Lorsqu'on échantillonne un peuplement, les espèces les plus rares ont une probabilité de capture faible et peuvent ne pas figurer dans les relevés si la taille ou le nombre de ceux-ci sont insuffisants. L'effectif total étant $Q = \Sigma q_i$, l'espèce de rang i n'aura une chance d'être capturée que si $Qp_i \geqslant 1$. Lorsque le nombre des espèces récoltées est inférieur au nombre total n, la distribution d'abondances sera dite tronquée. Les distributions d'effectifs sont souvent tronquées lorsque la diversité est faible, car il existe alors des espèces rares dont les effectifs sont très inférieurs à ceux des espèces abondantes et pour être sûr de les obtenir toutes il est nécessaire de prélever des échantillons de très grande taille. Néanmoins la diversité calculée sur une distribution d'abondances tronquée diffère peu de la diversité réelle du peuplement à partir du moment où les abondances relatives observées pour les espèces les plus abondantes sont connues avec une bonne précision. En effet dans le calcul de D, chaque espèce

apporte une contribution en bits égale à $-p_i \log_2 p_i$ et cette contribution tombe à moins de 0,1 bit dès que l'abondance relative devient inférieure à 1 %, comme le montre la table suivante :

Table des valeurs en bit de $-p \log_2 p$ *pour les valeurs de p de* 0,001 à 1.

p		p		p		p		p	
0,001	0,010	0,13	0,383	0,34	0,529	0,55	0,474	0,77	0,290
0,002	0,018	0,14	0,397	0,35	0,530	0,56	0,468	0,78	0,280
0,003	0,025	0,15	0,411	0,36	0,531	0,57	0,462	0,79	0,269
0,004	0,032	0,16	0,423	0,37	0,531	0,58	0,456	0,80	0,258
0,005	0,038	0,17	0,435	0,38	0,531	0,59	0,449	0,81	0,246
0,006	0,044	0,18	0,445	0,39	0,530	0,60	0,442	0,82	0,235
0,007	0,050	0,19	0,455	0,40	0,529	0,61	0,435	0,83	0,223
0,008	0,056	0,20	0,464	0,41	0,527	0,62	0,428	0,84	0,211
0,009	0,061	0,21	0,473	0,42	0,526	0,63	0,420	0,85	0,199
0,01	0,066	0,22	0,481	0,43	0,524	0,64	0,412	0,86	0,187
0,02	0,113	0,23	0,488	0,44	0,521	0,65	0,404	0,87	0,175
0,03	0,152	0,24	0,494	0,45	0,518	0,66	0,396	0,88	0,162
0,04	0,186	0,25	0,500	0,46	0,515	0,67	0,387	0,89	0,150
0,05	0,216	0,26	0,505	0,47	0,512	0,68	0,378	0,90	0,137
0,06	0,244	0,27	0,510	0,48	0,508	0,69	0,369	0,91	0,124
0,07	0,269	0,28	0,514	0,49	0,504	0,70	0,360	0,92	0,111
0,08	0,292	0,29	0,518	0,50	0,500	0,71	0,351	0,93	0,097
0,09	0,313	0,30	0,521	0,51	0,495	0,72	0,341	0,94	0,084
0,10	0,332	0,31	0,524	0,52	0,491	0,73	0,332	0,95	0,070
0,11	0,350	0,32	0,526	0,53	0,485	0,74	0,322	0,96	0,057
0,12	0,367	0,33	0,528	0,54	0,480	0,75	0,311	0,97	0,043
						0,76	0,301	0,98	0,029
								0,99	0,014
								1,00	0,000

Richesse d'une nomocénose

Nous appellerons richesse spécifique ou simplement richesse d'une nomocénose le nombre n d'espèces qui la composent. Lorsqu'on a affaire à une distribution tronquée, le nombre des espèces figurant dans l'échantillon récolté est inférieur à n. En revanche, lorsqu'on échantillonne des animaux erratiques ou très mobiles dans des milieux où plusieurs nomocénoses de composition différente se trouvent juxtaposées, il arrive que des espèces étrangères à la nomocénose étudiée soient représentées par un ou plusieurs individus dans les relevés. Le nombre des espèces observées est alors supérieur à n et la distribution d'abondances, prolongée du côté des espèces rares, sera dite allongée.

1) *Distributions tronquées.*

Si la nomocénose est log-normale, il est possible d'en déterminer la richesse à condition que le nombre des espèces observées soit supérieur à $n/2$. En effet, la distribution d'abondance étant symétrique, lorsqu'on en a au moins une moitié et que la position exacte de la moyenne et du mode est connue, la partie manquante de la distribution se déduit par symétrie de la partie observée. Diverses méthodes pratiques ont été proposées qui se réduisent à la

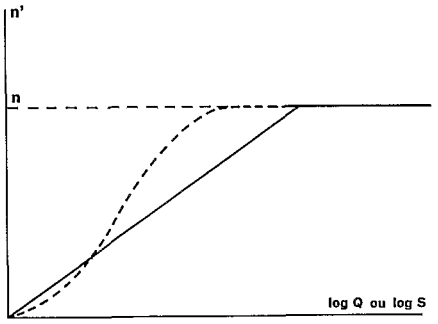

FIG. 3. — Variation du nombre des espèces observées n' en fonction de log S ou de log Q, c'est-à-dire lorsque la taille de l'échantillon augmente. En trait plein cas d'une nomocénose log-linéaire. En pointillé cas d'une nomocénose log-normale.

détermination de l'axe de symétrie de la distribution (voir ex. 3 et fig. 4). Il en résulte que l'on peut arrêter l'échantillonnage d'une nomocénose log-normale avant d'avoir récolté la totalité des espèces qui la composent et fixer théoriquement la taille minimale des échantillons nécessaire pour en faire l'étude. Toutefois l'expérience montre que, en raison des irrégularités qui affectent toujours les distributions observées, il est indispensable de dépasser largement $n/2$ pour obtenir n avec une précision acceptable. Dans ces conditions, de bonnes vérifications expérimentales ont été signalées, par exemple dans le cas des formations herbacées de prairies qui sont des nomocénoses log-normales bien caractéristiques. Des échantillonnages effectués dans différentes régions de France, selon la technique rapide des points-quadrats, ont donné des distributions tronquées. A partir du nombre d'espèces observé n', la richesse n de la nomocénose a été calculée et comparée au nombre total N d'espèces rencontrées au cours d'un examen attentif de toute la prairie prospectée (DAGET, 1968). Les résultats figurent dans le tableau suivant :

Région étudiée	n'	n	N
Cantal (Le Fouet)	42	49	48
Cantal (Saint Bonnet)	40	57	56
Plateau lorrain	44	52	51
Pays de Bauges	51	56	57
Plateau de Langres	34	50	43

On constate que dans 4 cas sur 5 la richesse estimée n à partir de la distribution tronquée était égale, à une espèce près, à la richesse réelle N de la formation échantillonnée.

Si la nomocénose est log-linéaire, sa richesse n ne peut se déduire de la distribution tronquée comme dans le cas d'une nomocénose log-normale. Mais lorsqu'on cherche seulement à déterminer le modèle log-linéaire ajusté, c'est-à-dire la pente de la droite d'ajustement aux points observés de coordonnées (i, log q_i) on peut arrêter l'échantillonnage dès que l'on connaît avec une précision suffisante les abondances relatives des espèces les plus communes. Il suffit alors de déterminer la droite d'ajustement qui représente au mieux l'ensemble de ces points, la poursuite de l'échantillonnage se traduirait sur le graphique par une simple translation de la droite parallèlement à elle-même.

En général, pour l'étude des nomocénoses, on utilise des logarithmes de base 2 au lieu des logarithmes vulgaires, la correspondance étant donnée par la relation $\log_2 q = 3{,}322\ log_{10}\ q$. Chaque fois que l'abondance double, son logarithme en base 2 augmente d'une unité et l'intervalle correspondant est une octave. Or chaque fois que l'on double la taille d'un échantillon Q ou la surface prospectée S, on peut admettre que les abondances des espèces observées doublent également et passent d'une octave à l'octave suivante. Si la distribution est log-linéaire, le nombre des espèces dont les abondances tombent dans les octaves successivement couvertes par la distribution observée reste le même. Par conséquent lorsqu'on augmente la taille de l'échantillon, le nombre total des espèces observées est proportionnel au logarithme de l'effectif total Q ou au logarithme de la surface totale échantillonnée S. En revanche, si la distribution est log-normale, le nombre des espèces dont les abondances tombent dans les octaves successives est proportionnel à la surface comprise entre la courbe normale et les limites des octaves. Par conséquent lorsqu'on augmente la taille de l'échantillon le nombre des espèces observées s'accroît d'abord lentement puis de plus en plus rapidement lorsque ce nombre approche de $n/2$ et ensuite de

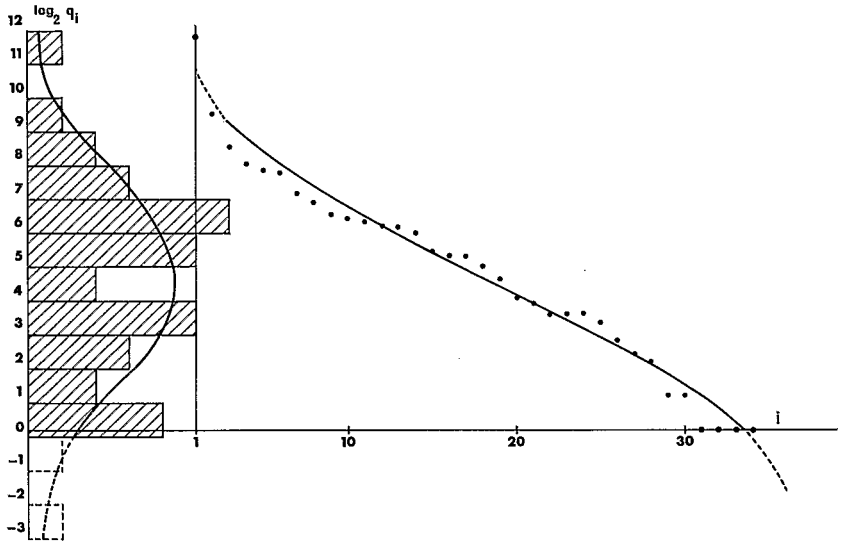

FIG. 4. — Nomocénose log-normale tronquée : peuplement de Poissons (mare de Mahé, Nord Cameroun). L'échantillon étudié comportait 5 769 individus, 34 espèces, diversité 2,65 bits, densité 19,2 individus par 100 m². A gauche, histogramme de la distribution des espèces entre les octaves et courbe des espèces.

plus en plus lentement. Le nombre des espèces observées n' varie en fonction du logarithme de la taille de l'échantillon Q ou du logarithme de la surface totale prospectée S selon une courbe intégrale de Gauss. Ces lois de variation de n' en fonction de log Q ou log S ont souvent été obtenues empiriquement par les écologistes. Toutefois, il est évident que la croissance de n' s'arrête dans une nomocénose log-linéaire lorsque la valeur n est atteinte alors que dans une nomocénose log-normale cette croissance de n' est asymptotique à n (fig. 3).

L'échantillon étudié a été obtenu par empoisonnement d'environ 30 000 m², soit le tiers de la surface totale de la mare, le 18 juin 1966. Les abondances sont exprimées en nombres d'individus. L'échantillon comportait 34 espèces, la dominante étant *Polypterus senegalus*. La distribution d'abondances est du type log-normal mais dissymétrique. En effet la moyenne des logarithmes est 157,486/34 = 4,632 et en prenant cette valeur comme origine, la distribution observée couvre 7 octaves au-dessus et 5 octaves au-dessous de l'octave médiane. Cette dissymétrie suggère que l'on se trouve en présence d'une distribution tronquée et que le peuplement de la mare devait comporter quelques espèces rares qui n'ont pas été capturées dans le tiers prospecté. Si l'on supprime l'espèce la plus abondante, la moyenne devient 145,878/33 = 4,421 et la distribution couvre 5 octaves au-dessus et 4 octaves au-dessous de l'octave centrée sur la nouvelle moyenne. Si l'on supprime les 2 espèces les plus abondantes, la moyenne devient 136,596/32 = 4,269 et la distribution couvre 4 octaves au-dessus et 4 octaves au-dessous de celle centrée sur la valeur 4,269. La symétrie est rétablie et comme on a supprimé 2 espèces et 3 octaves il faut ajouter le même nombre d'espèces et d'octaves à l'autre extrémité de la distribution pour compléter celle-ci. Si l'on avait empoisonné la mare entière et récolté la totalité du peuplement, on aurait obtenu un nombre de poissons environ 3 fois supérieur, de l'ordre de 17 000 et la liste des espèces aurait été augmentée de 2 unités. La richesse de la nomocénose est donc $n = 36$.

En suivant la méthode utilisée dans l'exemple 1, les pourcentages cumulés et les probits ont été calculés pour un nombre total égal à 37. Le coefficient

EXEMPLE 3

Distribution log-normale tronquée : peuplement de Poissons de la mare de Mahé (Nord Cameroun).

Espèces	i	q_i	$\log_2 q_i$	i % cumulés	P_i
Polypterus senegalus	1	3 297	11,608	4,05	3,256
Synodontis nigrita	2	630	9,282	6,76	3,504
Tilapia aureus	3	325	8,345	9,46	3,686
Synodontis batensoda	4	232	7,860	12,16	3,830
Polypterus bichir	5	203	7,664	14,86	3,953
Clarias anguillaris	6	194	7,601	17,57	4,063
Tilapia nilotica	7	122	6,930	20,27	4,163
Schilbe mystus	8	103	6,688	22,97	4,260
Distichodus brevipinnis	9	83	6,375	25,68	4,347
Gymnarchus niloticus	10	76	6,249	28,38	4,429
Heterotis niloticus	11	71	6,149	31,08	4,507
Auchenoglanis biscutatus	12	64	6,000	33,78	4,582
Hydrocynus brevis	13	63	5,976	36,49	4,655
Tilapia galilaea	14	53	5,727	39,19	4,726
Alestes dentex	15	38	5,249	41,89	4,796
Lates niloticus	16	35	5,129	44,59	4,865
Synodontis schall	17	35	5,129	47,30	4,933
Citharinus citharus	18	29	4,857	50,00	5,000
Brienomyrus niger	19	22	4,458	52,70	5,067
Labeo senegalensis	20	15	3,907	55,41	5,135
Mormyrus hasselquistii	21	13	3,701	58,11	5,204
Ophiocephalus obscurus	22	11	3,458	60,81	5,274
Polypterus endlicheri	23	11	3,458	63,51	5,345
Marcusenius senegalensis	24	11	3,458	66,22	5,418
Tetraodon fahaka	25	10	3,322	68,92	5,493
Hemichromis faciatus	26	6	2,584	71,62	5,571
Labeo pseudocoubie	27	5	2,322	74,32	5,653
Distichodus rostratus	28	4	2,000	77,03	5,740
Alestes nurse	29	2	1,000	79,73	5,837
Ichthyborus besse	30	2	1,000	82,43	5,937
Malopterurus electricus	31	1	0,000	85,14	6,047
Heterobranchus bidorsalis	32	1	0,000	87,84	6,170
Synodontis membranaceus	33	1	0,000	90,54	6,314
Hyperopisus bebe	34	1	0,000	93,24	6,496
"	35			95,95	6,744
"	36			98,65	7,210
		5 769	157,486		

de corrélation entre $\log_2 q_i$ et P_i est égal à — 0,989 et la droite de régression a pour équation :

$$\log_2 q_i = -3{,}406\ P_i + 21{,}467 \qquad (8)$$

Le modèle log-normal ajusté à la distribution observée a donc pour écart-type 3,406. On peut également déterminer un modèle ajusté en partant non de la distribution des individus entre les espèces (courbe des individus) mais de la distribution des espèces entre les octaves (courbe des espèces). On démontre en effet facilement que si la première est log-normale, la seconde l'est également et possède le même écart-type (PRESTON, 1948, 1962). En prenant l'octave modale centrée sur la valeur 4,269, on a porté dans le tableau suivant les limites supérieures des octaves x, le nombre des espèces dont les effectifs tombent dans chaque octave, les pourcentages cumulés et les probits. Le coefficient de corrélation entre x et P est égal à 0,996. La droite de régression de x en P a pour équation :

$$x = 3{,}329\ P - 12{,}376 \qquad (9)$$

Le fait que les deux valeurs trouvées pour l'écart-type, 3,406 et 3,329 ne sont pas identiques provient de ce que les distributions ne sont pas rigoureusement log-normales et que l'ajustement d'un modèle aux données observées ne peut être qu'approximatif. On remarquera que les moyennes s'obtiennent à partir des relations (8) et (9) en faisant P = 5. La relation (9) donne bien 4,269 mais la relation (8) donne 4,437, valeur un peu plus élevée que la moyenne observée.

Limites supérieures des octaves, x	Nombres d'espèces	% cumulés	Probits, P
— 2,231	1 + (0,5)	4,05	3,256
— 1,231	0	4,05	3,256
— 0,231	1	6,76	3,504
0,769	4	17,57	4,067
1,769	2	22,97	4,260
2,769	3	31,08	4,507
3,769	5	44,59	4,865
4,769	2	50,00	5,000
5,769	5	63,51	5,345
6,769	6	79,73	5,837
7,769	3	87,84	6,170
8,769	2	93,24	6,496
9,769	1	95,95	6,744
10,769	0	95,95	6,744
11,769	1 + (0,5)	98,65	7,210
	36 + 1		

2) *Distributions allongées.*

Ces distributions sont dissymétriques, les espèces les moins abondantes, c'est-à-dire celles représentées dans l'échantillon par 1 ou 2 individus par exemple, étant trop nombreuses. En d'autres termes, dans les octaves les plus basses le nombre des espèces est beaucoup plus élevé que ne le prévoit le modèle ajusté aux autres octaves. La méthode consiste à supprimer les espèces les moins abondantes. En même temps que les espèces étrangères à la nomocénose, on risque d'éliminer également quelques espèces rares qui en font réellement partie, mais on est assuré de retrouver une distribution tronquée qui peut être traitée comme il a été indiqué plus haut.

Dans la savane préforestière de Lamto (Côte d'Ivoire) où le sol au pied de chaque espèce d'arbre

ou d'arbuste constitue un microbiotope peuplé par une nomocénose log-normale de Carabiques, plus ou moins contaminée par des éléments provenant des nomocénoses du milieu herbacé environnant, toutes les distributions d'abondances observées étaient du type allongé. En opérant comme il vient d'être dit, on a trouvé que le pourcentage d'éléments étrangers variait de 2,22 à 4,97 % et la richesse estimée de 37 à 61. Des résultats analogues ont été obtenus dans l'étude du peuplement de la savane herbacée non brûlée, entre avril et octobre (DAGET et LECORDIER, 1971).

	Pieds des rôniers morts	Pieds des rôniers femelles	Pieds des rôniers mâles	Savane non brûlée
Nombre d'espèces observées dans les échantillons	64	46	57	78
% d'éléments étrangers	4,97	2,22	3,56	3,46
Richesse estimée	50	37	61	48
Ecart-type du modèle *log-normal* ajusté	2,05	1,98	2,14	1,83
Equitabilité	86,0	84,6	87,5	88,1
Densité en nombre d'individus par 100 m^2	191	250	172	92

DENSITÉ D'UNE NOMOCÉNOSE

Pour compléter la description d'une nomocénose, en plus de sa diversité et de sa richesse, il convient d'évaluer sa densité en nombre d'individus ou en biomasse (poids de matière vivante) par unité de surface. Deux nomocénoses ayant même distribution d'abondances peuvent différer largement par leurs densités. Par exemple dans le lac Tchad près de Bol, en décembre 1966 - janvier 1967, les fonds de vase et ceux d'argile granuleuse hébergeaient chacun une nomocénose log-linéaire de Mollusques benthiques ayant même constante de milieu $m = 0{,}454$. Cependant la densité sur fond de vase ne dépassait pas 9 individus au m^2 alors qu'elle atteignait 220,8 individus au m^2 sur fond d'argile granuleuse (DAGET et LÉVÊQUE, 1969). Il convient de rappeler à ce point de vue que la densité d'un peuplement ne dépend pas uniquement de la quantité de nourriture disponible mais aussi du nombre et de la qualité des abris offerts par le milieu.

DISCUSSION

Les nomocénoses log-normales paraissent très fréquentes dans la nature, particulièrement dans les régions tropicales. Elles représentent peut-être le type de peuplement équilibré vers lequel tendent toutes les communautés animales et végétales lorsque les facteurs de l'environnement gardent une certaine stabilité. Les nomocénoses log-linéaires ne seraient qu'un cas particulier plus rarement rencontré. Une nomocénose, log-normale ou log-linéaire, est caractérisée par sa diversité, sa richesse et sa densité, indépendamment de l'identité taxinomique de ses espèces constituantes. Dans la mesure où chaque espèce remplit une fonction écologique et une seule (« niche » des auteurs anglo-saxons) une nomocénose peut être considérée comme un ensemble hiérarchisé de fonctions. Les espèces constituantes peuvent changer de rang et, à la limite, disparaître momentanément : ceci peut résulter d'un changement de fonction pour les espèces ou d'une variation de l'importance relative des fonctions sans que la nomocénose change pour autant.

Les nomocénoses, telles qu'elles ont été définies ci-dessus, permettent de préciser, par l'étude des peuplements, la notion de microbiotope ou biotope homogène à l'intérieur d'un écosystème. La composition et la structure des peuplements sont en effet les résultantes d'un grand nombre de facteurs physico-chimiques et biotiques que nous sommes encore le plus souvent dans l'impossibilité d'isoler et de mesurer. Dans la pratique, les relevés unitaires, dont la surface doit être choisie au mieux et en fonction des moyens techniques utilisés sur le terrain, ne pourront être interprétés correctement que s'ils portent sur une seule nomocénose. Plusieurs prélèvements portant sur la même nomocénose peuvent être additionnés et la représentation qu'ils en donneront sera d'autant plus précise qu'ils seront plus nombreux. Toutefois, on pourra arrêter l'échantillonnage dès que les trois paramètres, diversité, richesse et densité, auront été déterminés avec la précision souhaitée. Le fait que la somme d'une série simultanée ou chronologique de relevés permet de définir une nomocénose et une seule sera considéré comme la preuve *a posteriori* que ces relevés ont bien été effectués dans un milieu homogène. En revanche, lorsqu'un relevé ou la somme de plusieurs relevés ne permettent pas de définir une nomocénose, il faudra rechercher si l'on est en présence d'un peuplement en évolution rapide ou d'un mélange de plusieurs nomocénoses. Dans le premier cas on devra s'efforcer de préciser le sens et le terme de l'évolution, dans le second cas de distinguer les diverses nomocénoses impliquées pour les étudier séparément. Il en résulte que pour l'étude des biocénoses, aucun plan d'échantillonnage valable ne peut être établi *a priori* et que la recherche d'un échantillonnage au hasard, pour se placer dans les conditions d'emploi des méthodes statistiques, ne peut se justifier que si l'on est assuré d'opérer à l'intérieur d'un biotope homogène, c'est-à-dire occupé par une seule nomocénose.

La notion de nomocénose s'est révélée pour les écologistes de terrain incomparablement plus féconde que l'emploi des modèles de distribution d'abondances proposés par MacArthur (1947) et Cohen (1966, 1968). Dans ces modèles, le profil spécifique ne dépend que du nombre des espèces et nullement du milieu : il est donc déterminé par un seul paramètre (richesse) au lieu de deux pour les modèles log-normaux et log-linéaires (diversité et richesse). Il est normal que ces derniers s'ajustent plus facilement aux données observées que les modèles de MacArthur, surtout utilisés lorsque le nombre des espèces est très réduit et la taille de l'échantillon faible (King, 1964 ; Richards, 1963 ; Cancela da Fonseca, 1969 ; Almaça, 1969). D'autres auteurs ne se servent que de la diversité des modèles de MacArthur (Lloyd et Ghelardi, 1964) pour y comparer la diversité réelle observée. En pratique, les avantages que présentent les équitabilités ainsi définies sur l'équitabilité rapportée à la diversité maximale ($\log_2 n$) ne se justifient plus si l'on admet qu'un peuplement équilibré tend à avoir une distribution d'abondances du type log-normal ou log-linéaire et non du type MacArthur.

RESUME

Les biocénoses naturelles sont si complexes que pour les étudier il est préférable de les subdiviser en associations plus simples selon des critères taxinomiques ou écologiques. De telles associations sont caractérisées par une loi de distribution des abondances spécifiques et sont appelées « nomocénoses » par les auteurs. Deux modèles de distribution d'abondances, le log-normal et le log-linéaire, sont sommairement décrits. Une liste de cas où ces modèles ont été correctement ajustés aux observations est donnée. Les nomocénoses sont caractérisées par la richesse en nombre d'espèces, la diversité en bits ou l'équitabilité et la densité en nombre d'individus ou en biomasse, par unité de surface. Pour l'étude des biocénoses et son interprétation correcte, il est recommandé d'échantillonner séparément les différentes nomocénoses et de considérer l'aire occupée par une seule nomocénose comme un biotope homogène.

ABSTRACT

Natural biocoenoses are so complex that for study they should preferably be subdivised into more simple associations according to taxonomical and ecological criteria. Such associations are caracterized by a distribution law of specific abundances and are named by the authors " nomocenoses ". Two models of distribu-

tions of abundances, the log-normal and the log-linear ones, are shortly described. A list of cases is given where these models have been successfully ajusted to observational data. Nomocenoses are caracterized by richness in number of species, diversity in bits or equitability and density in number or in biomass of individuals by area unit. For study and correct interpretation of biocenoses it is recommended to sample separately the different nomocenoses and to consider an area occupied by a single nomocenose as a homogeneous biotope.

BIBLIOGRAPHIE

ALMAÇA (C.), 1969. — Sur l'abondance relative des Cyprinidés du Portugal. *Arq. Mus. Boc.*, 2e sér., **2** (7), 83-97.

CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1969. — L'outil statistique en Biologie du sol. V — Indices de diversité spécifique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **6** (1), 1-30.

COHEN (J. E.), 1966. — A model of simple competition. Harvard Univ. Press, Cambridge.

COHEN (J. E.), 1968. — Alternate derivation of a species-abundance relation. *Amer. Nat.*, **102**, n° 924, 165-172.

DAGET (J.), 1966. — Abondance relative des Poissons dans les plaines inondées par la Bénoué à hauteur de Garoua (Cameroun). *Bull. I.F.A.N*, **18** (1), A, 247-258.

DAGET (J.) et LECORDIER (C.), 1970. — Structure d'un peuplement de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.*, **23** (2), A, 425-435.

DAGET (J.) et LECORDIER (C.), 1971. — Variabilité et structure des peuplements de Carabiques (Col.) au pied des palmiers rôniers dans une savane préforestière (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **8** (3), 471-489.

DAGET (J.) et LEVÊQUE (C.), 1969. — Application de la loi de Motomura aux Mollusques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, **3** (2), 81-85.

DAGET (P.), 1968. — Quelques remarques sur les distributions de fréquences spécifiques dans les phytocénoses. *Œcol. Plant.*, **3**, 299-312.

EDDEN (A. C.), 1971. — A measure of species diversity related to the lognormal distribution of individuals among species. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **6**, 199-209.

HALD (A.), 1949. — Maximum likelihood estimation of the parameters of a normal distribution which is truncated at a known point. *Skandinavisk Aktuarietidskrift*, **32**, 119-134.

HURLBERT (S. H.), 1971. — The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52** (4), 577-586.

INAGAKI (H.), 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une Ecologie évolutive. *Vie et Milieu*, **18** (1), B, 153-166.

KING (S. E.), 1964. — Relative abundance of species and Mac Arthur's model. *Ecology*, **45**, 716-727.

LEVÊQUE (C.), 1972. — Mollusques benthiques du lac Tchad; écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.* **6** (1), 3-45.

LLOYD (M.) et GHELARDI (R. J.), 1964. — A table for calculating the " equitability " component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, **33**, 217-225.

LOUBENS (G.), 1970. — Etude de certains peuplements ichtyologiques par des pêches au poison (2e note). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, **4** (1), 45-61.

MAC ARTHUR (R. H.), 1957. — On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **43**, 293-295.

MAC ARTHUR (R. H.), 1960. — On the relative abundance of species. *Amer. Nat.*, **94**, 25-36.

MAC ARTHUR (R. H.), 1969. — Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, **1**, 19-30.

MOTOMURA (I.), 1932. — Etude statistique de la population écologique (en nippon). *Doobutugaku Zassi*, **44**, 379-383.

MOTOMURA (I.), 1935. — Populations d'*Ostrea spinosa* (en nippon). *Seitaigaku Kenkyuu*, **1**, 55-62.

MOTOMURA (I.), 1947. — Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association (en nippon, résumé en anglais). *Seiri Seitai*, **1**, 55-60.

PATRICK (R.), HOHN (M. H.) et WALLACE (J. H.), 1954. — A new method for determining the pattern of the diatom flora. *Notul. Nat.*, **259**, 1-12.

PATRICK (R.) et STRAWBRIDGE (D.), 1963. — Variation in the structure of natural diatom communities. *Amer. Nat.*, **98**, 51-57.

PRESTON (F. W.), 1948. — The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, **29**, 254-283.

PRESTON (F. W.), 1962. — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, **43**, 185-215 et 410-432.

RICHARDS (S. W.), 1963. — The demersal fish population of Long Island Sound. I. Species composition and relative abundance in two localities, 1957-1958. *Bull. Bigham Ocean. Collec.*, **18**, 5-31.

SHANNON (C. H.) et WEAVER (W.), 1963. — The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Urbana, 117 p.

UTIDA (T.), 1943. — Relation entre les populations expérimentales de *Callosobrunchus chinensis* Linné (Coléoptères) et de son parasite (Hyménoptères). III. Influence de la densité de population de l'hôte sur la prolifération du parasite (en nippon). *Seitaigaku Kenkyuu*, **9**, 40-54.